第 38 卷第 4 期 2018 年 2 月 生 态 学 报 ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.38,No.4 Feb.,2018

DOI: 10.5846/stxb201701200172

李雪萍,赵成章,任悦,张晶,雷蕾.尕海湿地不同密度条件下垂穗披碱草根系分形结构.生态学报,2018,38(4):1176-1182.

Li X P, Zhao C Z, Ren Y, Zhang J, Lei L.Fractal root systems of *Elymus nutans* under different density conditions in Gahai Wetland.Acta Ecologica Sinica,2018,38(4):1176-1182.

尕海湿地不同密度条件下垂穗披碱草根系分形结构

李雪萍,赵成章*,任　悦,张　晶,雷　蕾

西北师范大学地理与环境科学学院,甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心,兰州　730070

摘要:根系分形结构影响根系的分布格局,是植物根系与胁迫生境相互适应的结果。采用全根挖掘和 Win-RHIZO 根系分析仪相结合的方法,按照垂穗披碱草种群密度设置 I(500—700 株/m^2)、II(300—500 株/m^2)、III(100—300 株/m^2)3 个密度梯度,研究了尕海湿地不同密度条件下垂穗披碱草(*Elymus nutans*)的根系分形结构。结果表明:随着垂穗披碱草种群密度的降低,湿地群落的高度、盖度、地上生物量及根系分形维数呈逐渐减小趋势,地下生物量与分形丰度逐渐增大;垂穗披碱草根系分形维数与分形丰度在高密度(I)样地和低密度(III)样地均呈极显著负相关关系(P<0.01),在中密度(II)样地呈显著负相关关系(P<0.05),垂穗披碱草根系分形维数和分形丰度存在着"此消彼长"的权衡关系。在高密度湿地群落垂穗披碱草倾向于密集型根系构型构建模式,在低密度湿地群落选择扩散型的根系生长模式,体现了密度制约下高寒湿地植物种群应对资源多重竞争的生态适应机制。

关键词:密度;根系构型;垂穗披碱草;分形维数;分形丰度;尕海湿地

Fractal root systems of *Elymus nutans* under different density conditions in Gahai Wetland

LI Xueping, ZHAO Chengzhang*, REN Yue, ZHANG Jing, LEI Lei

College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, Lanzhou 730070, China

Abstract: Fractal root systems affect the distribution pattern of root systems, and are important to understand the environmental adaption mechanism of roots under the habitation stress. The objective of this study was to examine the relationship between root fractal dimension and root fractal abundance of *Elymus nutans* in response to density in the northwest of China. The study site was located in Gahai Wetland, Gansu Province, China (102.08°—102.47° E, 33.97°—34.32° N). The altitude of the study site is 3430—4300 m, whereas the average annual temperature is 2.3℃. Sixty samples (1 m × 1 m) were set up along the river bank to investigate the density of *E. nutans* in August 2016. Population density was categorized as high (I, 500—700 plant/m^2), medium (II, 300—500 plant/m^2), and low (III, 100—300 plant/m^2). The density, height, coverage, and above-ground biomass of the plant communities were recorded from 1 m × 1 m grids in the three densities with six replications, The SC-900 Soil Compaction Meter was used to measure soil compaction in each grid with five replications. The XDB-12 Root Sampler was used to collect the roots of *E. nutans*, and samples from each grid were sieved completely to collect 60 roots, which were transferred to the laboratory. Afterward, the method of excavation of the whole root system was used to dig soil cores (30 cm × 30 cm × 50 cm) from six grids (30 cm × 30 cm) from the three density gradients. Then the sieve (mesh size = 0.25 mm) was used to clean the soil core in the nearby river, and the roots

基金项目:国家自然科学基金项目(41461013,91125014);甘肃省生态学重点学科基金项目

收稿日期:2017-01-20;　**网络出版日期**:2017-11-12

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhaocz601@163.com

were collected and transferred to the laboratory. Meanwhile, we adopted the method of stratifying the sampling (0—50 cm). In the laboratory, the root samples of *E. nutans* were scanned using Win-RHIZO to measure the root fractal dimension and fractal abundance, and the biomass was measured for different plots after being dried in an oven (at 105 ℃ for 12 h). Similarly, soil moisture content was measured by oven-drying (at 84 ℃ for 24 h). The results showed that as the population density changed from high-medium to low-medium, the coverage, height, above-ground biomass, and fractal dimensions of the plants displayed a pattern of steady decline, whereas below-ground biomass, root-shoot ratio, main root to lateral root ratio, fractal abundance of the population, and soil compaction increased. Root fractal dimension and root fractal abundance were negatively correlated ($P<0.05$) across the alpine wetland. A highly significantly negative correlation ($P<0.01$) was observed between root fractal dimension and root fractal abundance in the high density (Ⅰ) and low density (Ⅲ) wetlands of *E. nutans* population, whereas a less significant correlation ($P<0.05$) was observed in the medium density (Ⅱ) wetlands. With the change in density, the root fractal dimension of *E. nutans* decreased whereas the root fractal abundance increased, which reflected the trade-off mechanism of different root traits.

Key Words: density; root architecture; *Elymus nutans*; fractal dimension; fractal abundance; Gahai Wetland

根系是植物吸收和传输物资、能量的重要营养器官[1],其分支模式和构型特征决定了根系在土壤中的空间位置、拓展范围、资源捕获方式以及支持地上植株生长的能力[2]。分形丰度和分形维数是根系分形结构的重要特征,根系分形丰度与根系在土壤中的分布密度、拓展范围以及资源竞争能力紧密相关[3],分形丰度越大,植物主根发育程度越高、根系分布范围越大,即植物拥有更强大的支撑、运输系统和空间占有能力;根系分形维数反映了根系的空间分布形态、分支能力和发育程度[4],直接影响着根系的生理功能和对土壤资源的利用能力,分形维数较大的植物根系通常具有复杂的分支、相对发达的侧根与较高的生物量积累,并趋于水平生长[5],分形丰度和分形维数间的密切关系,综合体现了植物的营养吸收传输能力、资源利用以及根系生长的碳消耗特点[6]。密度是植物种群在自然生态系统中普遍存在的一种重要选择压力[7],影响着植物对可获得性资源的获取方式与能力,直接决定根系的拓殖繁衍[8],随着种群密度的增加,植物在资源获取过程中遭受邻株在物理或几何上造成的拥挤效应,引起不同程度的隐蔽度和竞争强度的干扰[9],促使植物主动调整、转换和补偿相关性状的功能及状态[10],根系通过调整主侧根的生物量分配、形态变化和生理反应响应遮荫与竞争,实现资源的高效利用[11],并通过促进根系分形维数和分形丰度等主要性状间的资源优化配置,构建较强的根系营养吸收和传输系统,进而提高异质性环境下植物的生存和竞争能力。因此,研究不同密度条件下植物根系分形结构的构建模式,对于理解植物在不同生境中的资源配置机制和生态适应策略具有重要的理论意义。

垂穗披碱草(*Elymus nutans*)为禾本科披碱草属多年生草本植物,根系发达,耐寒、耐旱且具有较强的生长可塑性,是高寒湿地中的优势植物种群之一。目前,许多学者围绕植物根系功能性状的空间异质性[12]与生境适应性[13]、根系的分支模式[14]、拓扑结构和分形特征[15]、根系分叉数与分支角度的权衡关系的坡向响应[16]以及根系分形结构的差异性[17]等方面对植物根系构型进行了系统研究,同时垂穗披碱草的群落结构[18-19]、根系形态[20]、根系的生物量分配[21]及种群密度对其生长的影响[22]等方面得到了广泛关注,但垂穗披碱草根系构型构建模式研究不深入,尤其高寒湿地不同密度生境下根系分形结构对植物异质性资源配置的响应机理尚不明晰。鉴于此,本文在野外调查的基础上,试图揭示以下问题:高寒湿地不同密度条件下垂穗披碱草根系分形丰度与分形维数的关系?密度制约下垂穗披碱草根系分形丰度与分形维数变化的原因?为进一步了解高寒湿地植物种群的生态适应性提供理论依据。

1　材料和方法

1.1　研究区域和样地概况

研究区位于甘肃省甘南藏族自治州碌曲县尕海湿地(102.08°—102.47° E, 33.97°—34.32° N),地处青藏

高原东北边缘向陇南山地及黄土高原过渡地带,属于典型的高寒湿地。海拔 3430—4300 m,属青藏高原气候带,高寒湿润气候区,年平均气温 2.3 ℃,年平均降水量 781.8 mm,年蒸发量 1150.5 mm,年太阳总辐射量 1983.9 J/cm^2,土壤主要以亚高山草甸土、灰褐土、暗色草甸土、沼泽土、泥炭土等为主。主要植物有:垂穗披碱草、紫菀(*Aster tataricus*)、黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum*)、藏嵩草(*Kobresia tibetica*)和华扁穗草(*Blysmus sinocompressus*)等。

1.2 群落调查和植物取样

2016 年 8 月在实地考察的基础上选择一块海拔相对一致,从河岸边向外围平缓坡地垂穗披碱草密度逐步减小的高寒湿地。从河流沿岸以垂直于河岸线的方向布置 1 条长 200 m、宽 20 m 的水平样带,在水平样带上“Z”字形等距离设置 60 个 1 m×1 m 的样方,以“株”为取样单位进行垂穗披碱草密度调查,发现垂穗披碱草密度介于 107—689 株/m^{2}之间。为了便于研究,将该样带划分为:高密度梯度(I, 500—700 株/m^2)、中密度梯度(II, 300—500 株/m^2)、低密度梯度(III, 100—300 株/m^2)3 个密度梯度,在每个梯度设置 1 个 10 m×10 m的样地,用于群落学调查和垂穗披碱草根系取样。第一,进行群落学调查,每个样地设置 6 个 1 m×1 m 的样方,测定并记录所有植物的密度、高度、盖度,重复 6 次,用 SC-900 土壤紧实度仪测量每个样方的土壤紧实度,重复 6 次。第二,通过壕沟法观察发现,垂穗披碱草根系最大根幅 8 cm,主要分布在 0—10 cm 的土层中,为获得完整的垂穗披碱草根系,用直径 10 cm、高度 15 cm 的 XDB-12 根系采样器在每个样地中采集 80 个垂穗披碱草根系土样,用网孔筛(孔径=0.25 mm)就近在河边洗净根系附着的土壤和杂物,选取 60 个保存完好的垂穗披碱草根系用于根系性状的测量,分别装入自封袋编号带回实验室。第三,每个样地随机设置 6 个 30 cm×30 cm 的小样方,将每个小样方中的所有植物齐地刈割装入自封袋编号带回实验室测定地上生物量,然后挖取土柱(30 cm×30 cm×50 cm),用网孔筛(孔径=0.25 mm)就近在河边将砾石等杂物挑拣干净,再经漂洗使植物根系与土壤分离,装入自封袋编号带回实验室,测定地下生物量。第四,在每个小样方中用环刀(直径=4 cm)先按土层分取 0—50 cm 土样,之后将各层土壤进行混合,重复 3 次,剔除样品中明显的植物根段和枯落物等杂质,装入编号的铝盒,称鲜质量后带回实验室。

在实验室内,用软毛刷仔细梳理垂穗披碱草根系使其在放有少量水的根系扫描仪根盘内舒展,经扫描后以图形文件(TIF 格式)存储到计算机,再用 Win-RHIZO(Pro5.0)软件(Regent In-struments, Canada)对之进行分析,获得各个梯度垂穗披碱草根系分布图上边长为 r 的正方形和根系所截的正方形数目 Nr。随着正方形边长 r 逐渐减小,根系所截 Nr 逐渐增大,得到不同水平 r 上相应 Nr 值后,分别以 lg$r$、lgNr 为横坐标和纵坐标作图,回归直线方程为:$\lg Nr = -FD\lg r + \lg K$,回归直线斜率的负数是所求的分形维数 FD,lg$K$ 为分形丰度[23]。最后,将垂穗披碱草根系根据 Pregitzer 等的序级分类法将主侧根分开[24],分别装入编号的信封,和用信封装载的地上部分一起放入 80 ℃烘箱里,经 24 h 后取出用电子天平(0.0001 g)称重,计算生物量;土样在 105 ℃的烘箱内,经 12 h 后取出称重,计算土壤质量含水量。

1.3 数据分析

实验所有原始数据全部采用 Microsoft Excel 2013 整理。垂穗披碱草的根冠比=根系生物量(g/m^2)/地上生物量(g/m^2),主侧根比=主根生物量(g/m^2)/侧根生物量(g/m^2)。为使垂穗披碱草根系分形维数和分形丰度的数据符合正态分布,方便线性回归分析,数据均经 $\log_{10}$转换,然后采用 SPSS 20.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA),显著性水平设为 0.05。实验所有图表均用 Microsoft Excel 2013 和 Sigma Plot 10.0 进行绘制。

2 结果分析

2.1 不同密度条件下湿地群落特征及土壤物理性质

不同密度条件下湿地群落特征及土壤物理性质存在显著差异($P<0.05$, 表 1)。随着密度的降低,湿地群落的高度、盖度、地上生物量均呈现出减小趋势,从高密度(I)到低密度(III)分别减小了 42.19%、32.29%和

58.30%;土壤水分含量和紧实度均存在显著性差异(P<0.05),从高密度(Ⅰ)到低密度(Ⅲ),土壤含水量减小了 27.74%,土壤紧实度增大了 27.59%,二者呈现相反的变化趋势。

表 1　不同密度条件下湿地群落特征和土壤物理性质(平均值±标准误差)

Table 1　Community characteristics and soil physical properties under different densities (mean±SE)

密度 Density	株高 Plant high/cm	盖度 Coverage/%	地上生物量 Aboveground biomass/(g/m^2)	土壤含水量 Soil moisture content/%	土壤紧实度 Soil compaction/MPa
Ⅰ	76.54±0.65a	96±2.45a	467.98±8.41a	26.21±0.61a	1.16±0.03c
Ⅱ	65.76±0.88b	82±3.43b	279.84±3.92b	22.90±0.70b	1.23±0.03b
Ⅲ	44.25±0.53c	65±1.06c	195.15±1.51c	18.94±0.54c	1.48±0.04a

同列不同小写字母表示密度间差异显著(P<0.05);Ⅰ: 高密度(500—700 株/m^2), high density (500—700 plant/m^2); Ⅱ, 中密度(300—500 株/m^2), medium density (300—500 plant/m^2); Ⅲ, 低密度(100—300 株/m^2), low density (100—300 plant/m^2)

2.2　不同密度条件下垂穗披碱草的生物学特征

不同密度条件下的垂穗披碱草生物学特征差异均显著(P<0.05, 表 2)。随着种群密度的降低,垂穗披碱草种群的高度与盖度呈逐渐减小趋势,从高密度(Ⅰ)样地到低密度(Ⅲ)样地分别减小了 42.32%和 66.30%;根系生物量、根冠比与主侧根比均呈相反的变化趋势逐渐增加,从高密度(Ⅰ)样地到低密度(Ⅲ)样地分别增大了 19.85%、25.45%和 26.45%。

表 2　不同密度条件下垂穗披碱草的生物学特征(平均值±标准误差)

Table 2　Biological characteristics of *E. nutans* under different densities (mean±SE)

密度 Density	株高 Plant high/cm	盖度 Coverage/%	根系生物量 Root biomass/(g/m^2)	根冠比 Root-shoot ratio	主侧根比 Main root to lateral root ratio
Ⅰ	74.20±1.86a	92.00±2.04a	55.56±1.50c	0.22±0.04c	1.55±0.08c
Ⅱ	53.00±1.52b	77.00±0.80b	59.76±1.70b	0.36±0.02b	1.71±0.01b
Ⅲ	42.80±1.28c	31.00±0.18c	66.59±2.31a	0.78±0.07a	1.96±0.06a

同列不同小写字母表示密度间差异显著(P<0.05)

2.3　不同密度条件下垂穗披碱草根系分形特征

单因素方差分析表明,不同密度条件下垂穗披碱草的根系分形维数与分形丰度均存在显著差异(P<0.05, 图 1)。随着密度的降低,垂穗披碱草根系分形维数呈逐渐减小趋势,从高密度(Ⅰ)样地到低密度(Ⅲ)样地减小了 16.88%;而根系分形丰度呈相反的变化趋势,从高密度(Ⅰ)样到低密度(Ⅲ)样地增加了 31.61%。表明随着密度的降低,垂穗披碱草的根系构型逐渐由“密集型”转向“扩散型”。

2.4　不同密度条件下垂穗披碱草根系分形维数和分形丰度的关系

Pearson 相关性分析表明,高密度(Ⅰ)样地和低密度(Ⅲ)样地垂穗披碱草根系分形维数和分形丰度间均存在极显著负相关(P<0.01),而中密度(Ⅱ)样地存在显著负相关(P<0.05, 图 2)。在密度梯度上随着垂穗披碱草根系分形丰度和根系分形维数均存在相反的变化趋势,3 个样地垂穗披碱草根系分形维数和分形丰度回归方程的标准化主轴斜率存在显著差异(P<0.05),高密度(Ⅰ)样地的斜率小于−1,中密度(Ⅱ)样地和低密度(Ⅲ)样地的斜率均大于−1,表明高密度(Ⅰ)样地垂穗披碱草根系分形维数减小的速度大于根系分形丰度增加的速度,而中密度(Ⅱ)样地和低密度(Ⅲ)样地垂穗披碱草根系分形维数减小的速度小于根系分形丰度增加的速度,相对于高密度(Ⅰ)样地具有更强的土壤拓展能力;高密度(Ⅰ)样地和低密度(Ⅲ)样地垂穗披碱草根系分形维数和分形丰度回归方程的标准化主轴斜率逐渐增大(P<0.05),说明在相同根系分形维数的情况下,低密度(Ⅲ)样地垂穗披碱草根系分形丰度的增加速度大于高密度(Ⅰ)样地,垂穗披碱草更倾向于增大根系拓展范围。

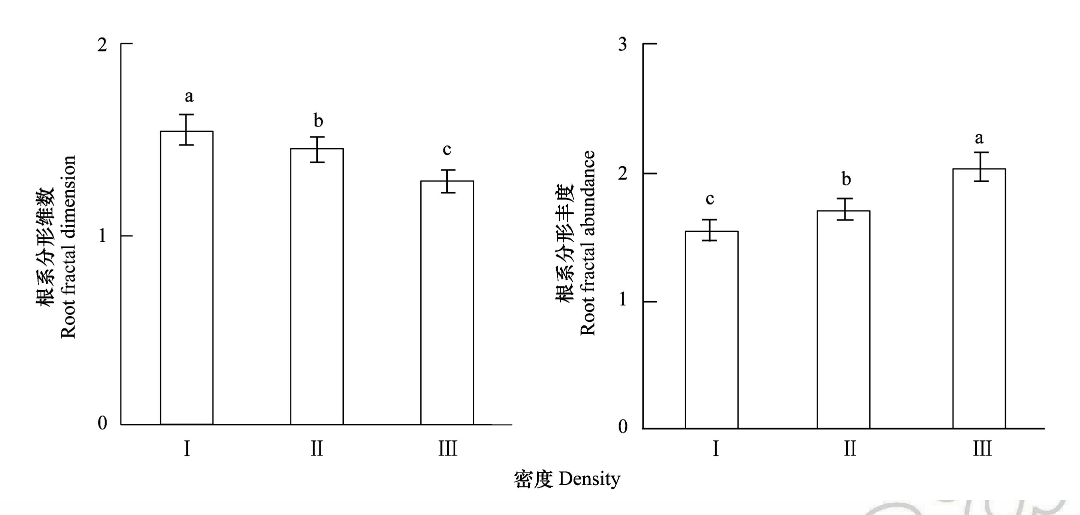


图 1 不同密度条件下垂穗披碱草根系分形维数和分形丰度的变化(平均值±标准误差)

Fig.1 Changes in fractal dimension and fractal abundance of *E. nutans* under different densities (mean±SE)

同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$);I:高密度(500—700 株/m^2), high density (500—700 plant/m^2);II,中密度(300—500 株/m^2), medium density (300—500 plant/m^2);III,低密度(100—300 株/m^2), low density(100—300 plant/m^2)

3 讨论

植物在生长发育过程中通过权衡不同功能性状间的资源配置,形成与异质性生境相适应的表型特征,从而提高了植物规避风险的能力[25],根系通过分形结构进行适应性调整,改变根系分布范围与资源获取方式,进行自我补偿与更新[26]。本研究发现,随着垂穗披碱草种群密度的降低,根系分形维数逐渐减小,分形丰度逐渐增加,根系分形维数和分形丰度间存在着"此消彼长"的权衡关系。密度梯度上垂穗披碱草根系分形维数和分形丰度的权衡关系,反映了高寒湿地植物地上、地下构件以及主侧根生物量配置模式对生境胁迫的响应机制。

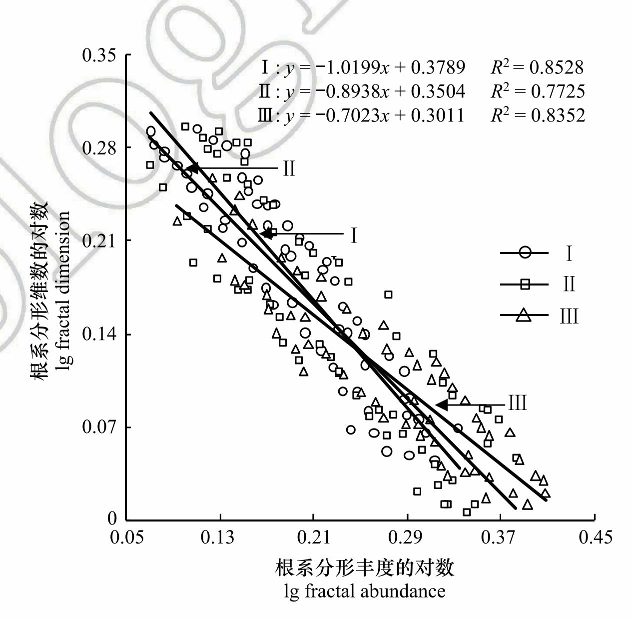


图 2 不同密度条件下垂穗披碱草根系分形维数和分形丰度的关系

Fig.2 Relationship between fractal dimension and fractal abundance of *E. nutans* under different densities (mean±SE)

植物根系构型构建模式的差异是由根系光合产物投资和地下资源获取能力的协同关系引起的[27],体现了植物根系生物量分配和资源吸收能力的权衡关系,是植物提高自身生存适合度的生活史对策[28]。研究区属于青藏高原东北边缘的高寒湿地生态系统,常年温度低,局部地限制了植物的生长和繁衍。高密度(I)样地的湿地群落高度、盖度、地上生物量最高,群落内部遮蔽较强;土壤水分较为充足、土壤紧实度较低(表 1),有利于植物根系的发育。垂穗披碱草为避免相邻较大植株的遮阴,获取更多的光资源,将较多的生物量用于地上植株生长(表 2),在地下投资有限的情况下选择"密集型"的根系构建模式:一方面,垂穗披碱草选择抑制主根的生长(表 2),降低了根系的分形丰度,缩小了根系的空间分布范围,减少了根系支撑和传输系统的资源投入,在减缓根系间资源竞争强度的同时,缩短了根系水分的传输距离,优化了根系水分、养分吸收能力与自身碳水化合物消耗水平之间的关系[29];另一方面,垂穗披碱草将更多生物量分配给侧根(表 2),分形维数增大,在小范围内构建了密集的细根网络系统,有利于提高根系的营养物质吸收效率,保障了植株正常生长和拓殖的资源需求[30],且起到疏松土壤的作用,进一步为植株

生长创造了良好的土壤环境。因此,高密度样地垂穗披碱草增大分形维数、减小分形丰度的根系构型模式,反映了湿地植物与生境协同适应、趋利避害的生活史对策,这与陈吉虎等[31]对银叶椴(*Tilia tomentosa*)根系分形特征的研究结果相一致。

在无邻体干扰时,植物往往将生物量优先分配给获取限制资源的器官[32],实时调整根系构型构建的资源配置策略[33],形成不同的根系分支结构、空间分布格局等分形特征,以更好的适应异质性资源环境。低密度(Ⅲ)样地的群落及垂穗披碱草种群的高度、盖度和生物量均达到最小值,垂穗披碱草种群内部遮荫减弱,植物只需要较低的茎叶投入就能够满足植物的基本光合需求;土壤含水量较低、土壤紧实度较高的生境制约了根系的生长。因此,垂穗披碱草通过限制地上生物量的分配比例,增加主根的投资(表2),完善了根系的水分、养分等物质吸收和贮存系统,在觅食效应的驱动下,致力于构建"扩散型"根系系统:一方面,增大分形丰度,主根强迫式占有空间使得根系支撑与传输功能增强、根系分布范围增大、单位根系所占的土壤空间不断扩大,土壤中的水分得到更有效地利用;另一方面,垂穗披碱草通过降低根系分支强度,减小了根系分形维数,在一定的空间范围内避免种群内部根系重叠、减弱了细根对营养物质的竞争。因此,低密度样地垂穗披碱草通过增加分形丰度、减小分形维数降低内部根系拥挤程度,提高了自身的生境适合度,这与单立山等[34]提出的"简单的分支结构更有利于根系营养空间的占有,保证植株对水分和养分的正常需求"结论一致。

植物构件水平的资源配置模式是植物对栖息环境长期适应的结果,植物根系分布密度和分布范围的空间异质性反映了植物光合产物合成与消耗的权衡机制[35]。中密度样地(Ⅱ)的湿地群落的高度、盖度、地上生物量及土壤物理性质均发生变化(表1),相对于高密度(Ⅰ)样地,垂穗披碱草种群的高度、盖度、生物量均有所下降。为了适应现有生存环境,垂穗披碱草要兼顾根系支撑、传输和吸收功能的维持,使其根系分形维数和分形丰度的大小介于高、低密度样地间,因此中密度样地是垂穗披碱草根系分形维数逐渐减小、分形丰度逐渐增大的区域,这与孟鹏等[36]对圆柏(*Juniperus scopulorum*)的研究结果一致。

4　结论

根系分形维数和分形丰度构建模式的差异体现了植物在异质生境中的构型塑造和适应性调整。本研究发现:生长在高密度样地(Ⅰ)的垂穗披碱草通过增加根系分形维数、减小分形丰度,构建密集型根系构型,不断提高土壤资源利用效率,满足了植株生长与繁殖的需求;分布于低密度样地(Ⅲ)的垂穗披碱草选择了较大分形丰度、较小分形维数的生长模式,是其通过拓展根系空间伸展范围、降低内部根系拥挤程度的有效途径。高寒湿地垂穗披碱草在不同密度条件下对于根系分形维数与分形丰度选择相反的投资模式,较好地验证了植物根系构型通过调整其可塑性特征响应环境变异的机制。根系构型的形成和发展受制于多因素环境条件,今后尚需从地形因素、放牧干扰等方面进一步研究。

参考文献(References):

[1] Dannowski M, Block A. Fractal geometry and root system structures of heterogeneous plant communities. Plant and Soil, 2005, 272(1/2): 61-76.

[2] Malamy J E. Intrinsic and environmental response path-ways that regulate root system architecture. Plant Cell and Environment, 2005, 28(1): 67-77.

[3] 杨小林, 张希明, 李义玲, 解婷婷, 王伟华. 塔克拉玛干沙漠腹地几种植物根系分形特征. 干旱区地理, 2009, 32(2): 249-254.

[4] Walk T C, Erp E V, Lynch J P. Modelling applicability of fractal analysis to efficiency of soil exploration by roots. Annals of Botany, 2004, 94(1): 119-128.

[5] 曹云生. 冀北山地油松根系固土机制的影响因素研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.

[6] Fitter A H, Stickland T R. Architectural analysis of plant root systems 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. New Phytologist, 1991, 118(3): 383-389.

[7] Japhet W, Zhou D W, Zhang H X, Zhang H X, Yu T. Evidence of phenotypic plasticity in the response of *Fagopyrum esculentum* to population density and sowing date. Journal of Plant Biology, 2009, 52(4): 303-311.

[8] 王树丽, 贺明荣, 代兴龙, 周晓虎. 种植密度对冬小麦根系时空分布和氮素利用效率的影响. 应用生态学报, 2012, 23(7): 1839-1845.

[9] 张明娟, 刘茂松, 徐驰, 池婷, 洪超. 不同密度条件下芨芨草空间格局对环境胁迫的响应. 生态学报, 2012, 32(2): 595-604.
[10] Navas M L, Roumet C, Bellmann A, Laurent G, Garnier E. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. Plant Biology, 2010, 12(1): 183-196.
[11] 盛亚萍. 高寒山区燕麦和毛苕子根系分布特征及其对竞争的响应研究[D]. 兰州: 西北师范大学, 2012.
[12] Druille M, Cabello M N, Parisi P A G, Golluscio R A, Omacini M. Glyphosate vulnerability explains changes in root-symbionts propagules viability in pampean grasslands. Agriculture Ecosystems & Environment, 2015, 202: 48-55.
[13] 杜建会, 刘安隆, 董玉祥, 胡绵友, 梁杰, 李薇. 华南海岸典型沙生植物根系构型特征.植物生态学报, 2014, 38(8): 888-896.
[14] Glimskär A. Estimates of root system topology of five plant species grown at steady-state nutrition. Plant and Soil, 2000, 227(1/2): 249-256.
[15] 周元满, 黄剑坚, 刘志美, 王平, 聂页, 韩维栋. 天然红海榄支柱根的空间连接与分形表征. 林业科学研究, 2013, 26(3): 359-365.
[16] 郑慧玲, 赵成章, 段贝贝, 冯威, 徐婷, 韩玲. 琵琶柴根系分叉数与连接长度权衡关系的坡向差异. 生态学杂志, 2015, 34(10): 2727-2732.
[17] 宋清华, 赵成章, 史元春, 杜晶, 王继伟, 陈静. 高寒草地甘肃臭草根系分形结构的坡向差异性. 植物生态学报, 2015, 39(8): 816-824.
[18] 董全民, 赵新全, 马玉寿, 施建军, 王彦龙, 李世雄, 杨时海, 盛丽. 放牧强度对高寒混播人工草地群落特征及地上现存量的影响. 草地学报, 2012, 20(1): 10-16.
[19] 戚登臣, 李广宇. 黄河上游玛曲湿地退化现状、成因及保护对策. 湿地科学, 2007, 5(4): 341-347.
[20] 褚希彤. 接种丛枝菌根真菌对西藏垂穗披碱草抗冷性影响的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
[21] Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 11(1): 233-260.
[22] 王海洋, 杜国祯, 任金吉. 种群密度与施肥对垂穗披碱草刈割后补偿作用的影响. 植物生态学报, 2003, 27(4): 477-483.
[23] Ketipearachchi K W, Tatsumi J. Local fractal dimensions and multifractal analysis of the root system of legumes. Plant Production Science, 2015, 3(3): 289-295.
[24] 王振兴, 朱锦懋, 王健, 汪滢, 卢钰茜, 郑群瑞. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应. 生态学报, 2012, 32(12): 3841-3848.
[25] 李西良, 侯向阳, 吴新宏, 萨茹拉, 纪磊, 陈海军, 刘志英, 丁勇. 草甸草原羊草茎叶功能性状对长期过度放牧的可塑性响应. 植物生态学报, 2014, 38(5): 440-451.
[26] 马骏. 黄土坡面果粮复合系统果树根系分布与分形特征[D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
[27] Oppelt A L, Kurth W, Godbold D L. Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species. Tree Physiology, 2001, 21(2/3): 117-128.
[28] 郭京衡, 曾凡江, 李尝君, 张波. 塔克拉玛干沙漠南缘三种防护林植物根系构型及其生态适应策略, 植物生态学报, 2014, 38(1): 36-44.
[29] 梅莉, 王政权, 韩有志, 谷加存, 王向荣, 程云环, 张秀娟. 水曲柳根系生物量、比根长和根长密度的分布格局. 应用生态学报, 2006, 17(1): 1-4.
[30] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 1996, 38(10): 828-835.
[31] 陈吉虎, 余新晓, 有祥亮, 刘苹, 张长达, 谢港. 不同水分条件下银叶椴根系的分形特征. 中国水土保持科学, 2006, 4(2): 71-74.
[32] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 2004, 6(4): 207-215.
[33] 龚容, 高琼. 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展. 植物生态学报, 2015, 39(3): 300-308.
[34] 单立山, 李毅, 任伟, 苏世平, 董秋莲, 耿东梅. 河西走廊中部两种荒漠植物根系构型特征. 应用生态学报, 2013, 24(1): 25-31.
[35] Oppelt A L, Kurth W, Godbold D L. Contrasting rooting patterns of some arid-zone fruit tree species from Botswana-II. Coarse root distribution. Agroforestry Systems, 2005, 64(1): 13-24.
[36] 孟鹏, 李玉灵, 尤国春, 张硕. 微域环境因子对落基山圆柏插穗生根的影响. 植物生态学报, 2011, 35(7): 779-788.